

Out of all the studied parts of the seedlings, the laminar part of the cotyledons appears to possess more ability for regeneration, which during the period of culture increased in size, restored its removed petiole and at the place of the wounds formed the callus or root.

In the experiments a clear difference between the regenerants of the varieties "Virovsky belley" and "Sachs" in the degree of increase of size of the regenerants of the leaf-blades has been established. Differences in the size of regenerated petioles of the cotyledons and the callus on the wounded surfaces have also been noted.

ЛИТЕРАТУРА

- Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М., 1964.
- Кренке Н. П. Трансплантация растений. М., 1950.
- Полякова Т. Ф., Нарбут С. И., Кожина Т. Н. Изучение мейоза у инбредных линий редиса и их реципрокных гибридов. — «Генетика», 1967, № 4, с. 157—160.
- Токин Б. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., 1959.
- Нарбут С. И. Генетическая коллекция инбредных линий редиса. — «Генетика», 1966, № 5, с. 89—100.
- Фадеева Т. С. О связи процессов регенерации с общим ростом привитого растения. — Бот. журн., 1958, т. XIII, № 6, с. 788—798.
- Фадеева Т. С. Проблемы сравнительной генетики растений. II. Генетика признаков у земляники. — «Генетика», 1966, № 7, с. 100—117.
- Küster E. Pathologische Pflanzen Anatomie. 3. Aufl. Jena, 1925.
- Murakami Y. Genetic control of Gibberellin production in *Oryza sativa*. — Proc., 1968, 12, I.C.C., Tokyo, 131 p.
- Müntzing A., Akdik S. Cytological disturbances in the first inbred generations of rye. — Hereditas, 1948, No 34, p. 485—509.
- Pelton I. S. Genetic and morphogenetic studies of Angiosperm singlegene dwarfs. — Bot. revs., 1964, vol. 30, No 3, p. 479—511.
- Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye-1. Inbred lines. — Hereditas, 1955, No 9, p. 93—105.
- Riley R. A., Law C. N. Genetic variation in chromosome pairing. — Adv. genet., 1965, vol. 13, p. 57—107.
- Simon S. Über die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern. Z. Bot., 1920, Nr. 12.
- Steward F. C. Organization and interaction some problems of seeds their growth and nutrition. — In: Purdue Symposium on Growth. Basis Books, 1961, No 7, p. 453—490.
- Vöchting H. Über Transplantation am Pflanzenkörper. Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie. Tübingen, 1892.
- Vöchting H. Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. — Bot. Ztg. Bd., 1906, Nr 64, S. 101—147.

РОЛЬ МУТАЦИОННОГО МЕТОДА В РАЗВИТИИ ПРИКЛАДНОЙ ГЕНЕТИКИ (на примерах из истории селекции микроорганизмов)

К. В. Квитко

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

«Итак, наследственные изменения у микроорганизмов, получаемые экспериментально, могут быть весьма разнообразны и очень существенны для жизни. Чаще (как и у высших организмов при мутациях) — это утрата тех или иных свойств, реже, но несомненно, бывает — это приобретение новых свойств, более сложных, более совершенных» (Г. А. Надсон, 1935. — Цит. по: Надсон, 1967, 243).

Подобно электронике, развивающейся на наших глазах, микробиологическая промышленность — детище науки, результат непосредственного вмешательства «чистой» теории в производственную деятельность общества. У человечества нет запаса эмпирических знаний в этих областях, позволяющего работать «наощупь», используя еще не вполне понятые явления, как это было, например, в пищевой промышлен-

ности несколько десятилетий тому назад. Именно поэтому изучение истории генетики микроорганизмов может помочь в оценке роли мутационного метода в развитии прикладной генетики.

Среди генетических методов наряду с гибридологическими длительное время существует и развивается мутационный способ анализа генотипа, заключающийся в точном описании процесса возникновения мутаций и выявлении фенотипического разнообразия мутантов. Редкость спонтанных мутаций позволяет изучать в «чистом виде» фенотипические эффекты единичных изменений в генетическом материале. Воздействием ряда агентов можно увеличить частоты мутационных событий, при этом наряду с увеличением разрешающей способности мутационного анализа определенного фактора генотипа возрастает уровень помех — неконтролируемых изменений в других генах.

При гибридологических исследованиях вскрывается делимость групп генов и отдельного гена, что делает возможным картирование и анализ функции генов при пересортировке хромосом и обмене их участков. В ходе мутационного анализа становится возможным изучение потенциального разнообразия эффекта групп генов и отдельных генов, т. е. вскрывается модифицируемость генетического материала. При этом наиболее трудна идентификация изменяемого фактора, обычно осуществляемая гибридологическими методами. Именно поэтому мутационный метод иногда рассматривался как второстепенный, подсобный способ анализа генотипа. Тем не менее с мутационного анализа начинается любое генетическое исследование, а для агамных организмов мутационный анализ — основной генетический метод.

Идея индуцированного мутагенеза была сформулирована Г. А. Надсоном в его работе по описанию действия радиации на дрожжи (1920). Затем в 1925 г. в работах с Г. С. Филипповым данное положение было им детализовано. Применительно к селекции мутационный метод применяли сотрудники Г. А. Надсона: Э. Я. Рохлина (1932), показавшая, что радиорасы дрожжей в лабораторных условиях превосходят исходные формы по хозяйственно важным признакам, и Е. А. Штерн (1938), получившая новые расы азотобактера. К сожалению, о хозяйственном эффекте этих достижений селекции автору ничего не известно. Одной из причин этого может быть отсутствие в то время заводской технологии культивирования микроорганизмов.

Параллельно исследованиям школы Г. А. Надсона мутационный метод развивался в исследованиях на дрозофиле и других объектах. Строгость способа учета частоты мутаций, предложенного в работе Г. Меллера (Müller, 1927), стимулировала изучение количественных характеристик индуцированного радиацией мутагенеза. Возможность точного описания физических воздействий на структуры клетки в сочетании с количественными методами учета частот мутаций была использована Н. В. Тимофеевым-Рессовским для определения чувствительного объема изменяемой единицы — гена (1935, 1937, 1939). Это исследование было крупным достижением экспериментальной генетики, ибо подтвердило, что гены могут быть охарактеризованы не только по их функции, локализации, но и по присущей им частоте мутирования.

Открытие химического мутагенеза (Сахаров, 1932; Лобашев и Смирнов, 1934; Лобашев, 1937; Надсон, 1935; Раппопорт, 1947; Auerbach и Robson, 1944) существенно изменило представление о мутации как изменении гена в результате одного попадания и предопределило появление физиологических объяснений мутационного процесса (Лобашев, 1947). Дальнейшее развитие мутационных исследований полностью подтвердило основной тезис М. Е. Лобашева о физиологической природе механизма становления мутаций. В то же самое время представление о гене как о мишени не отброшено, а развито и допол-

нено положениями о зависимости чувствительного объема гена от генотипа и от фазы клеточного цикла. Было показано, что наиболее чувствительны к воздействию химических мутагенов участки реплицирующегося генетического материала. На этом принципе был разработан способ построения карты группы сцепления (по последовательности репликации генов) у бактерий: кишечной палочки (Ryan a. Cetrulo, 1963), стафилококка (Altenbern, 1968), стрептококка (Stonehill a. Hutchison, 1966) и у сине-зеленой водоросли *Anacystis nidulans* (Herdman e. a., 1970).

Таким образом, за пятьдесят лет, прошедшие с момента открытия индуцированного мутационного процесса (Надсон, 1920), мутационный метод превратился из способа пополнения коллекций измененных форм в самостоятельный метод анализа генотипа.

Как метод расчленения, препарирования функций живой клетки этот метод универсален благодаря тому, что экспериментально вызванные наследственные изменения, как говорил Г. А. Надсон в 1935 г., «чаще... — это утрата тех или иных свойств».

Гораздо реже случаи мутаций, которые можно описать, по Надсону, как «приобретение новых свойств, более сложных, более совершенных». В этом, на наш взгляд, кроется и могущество, и ограниченность мутационного метода.

Обратимся к истории генетики промышленных микроорганизмов, т. е. микроорганизмов, культивируемых в стандартных условиях заводских установок. При этом культура микроорганизма рассматривается как одно из средств производства, наряду с техникой, химическими препаратами и энергоресурсами. Данное обстоятельство означает, что успех производственной деятельности в микробиологической промышленности зависит от соответствия технологии и свойств культуры, ибо лишь это позволяет осуществлять стабильное функционирование всего комплекса. Поэтому промышленными микроорганизмами можно считать далеко не все культивируемые человеком формы, а лишь те, свойства которых сочетаются с требованиями технологии производства.

По мере усовершенствования технологии производства становятся все более регулируемыми и, следовательно, оптимальными физико-химические параметры (температура, аэрированность, кислотность), состав сред также приближается к оптимальным для роста и для продукции. Это делает излишними генетические системы генов, контролирующих широкую норму реакции, адаптацию к переживанию в экстремальных условиях, синтез метаболитов, имеющихся в культуральной среде. Мутации, блокирующие функционирование этих систем для промышленных микроорганизмов, становятся положительными, ибо эти блоки приводят в конечном счете к более целенаправленному расходу энергии и метаболитов клетки. Если бы мы могли реально сопоставить всю совокупность генов, утративших свое значение для роста культуры и продукции ее одного метаболита, и генов, необходимых для этого, то картина, вероятно, была бы следующей. Для значительной части генов, в первую очередь генов, контролирующих матричные процессы (IIa и IIb группы, по Инге-Вечтому, 1971), вследствие присущей им высокой плейотропности положительный эффект мутаций весьма редок и естественный отбор, неизбежный при любом селекционном процессе, будет поддерживать эти гены в исходных аллельных состояниях. Мутации генов I группы, контролирующих многоэтапные процессы синтеза низкомолекулярных соединений, и составят предмет искусственного отбора, при этом положительный эффект дает как блокирование конкурирующих цепей метаболизма, так и, возможно, возникновение более эффективно работающей аллели в группе генов, контролирующих синтез продукта. Ясно, что соотношение числа мутаций

первого и второго типа по мере усовершенствования технологии будут сдвигаться в пользу блоков, ибо понятие об общем предшественнике можно в конечном счете свести к немногим исходным метаболитам универсального назначения.

В 40-е годы промышленными микроорганизмами стали продуценты антибиотиков — пенициллиумы и актиномицеты. Задачи, поставленные антибиотической промышленностью перед генетиками, сводились в то время к одному — усилить продукцию антибиотика. Мутационный метод в сочетании с методами диагностики продуктивности позволял достичь высоких выходов антибиотика. Усиление антибиотикообразования в этом случае происходило за счет утраты регуляторных функций клетки, что приводило к понижению жизнеспособности клеток продуцента. Более того, концентрация продуцируемого антибиотика могла стать губительной для продуцента, и лишь специальный отбор на устойчивость клеток к своему продукту повышал затем и выживаемость, и продуктивность (Морозова, 1966; Пронина, 1971).

Гибридологический анализ антибиотикообразования у актиномицетов (Миндлин, 1969) выявил парадокс — наиболее активные рекомбинанты возникали при скрещивании малоактивных вариантов. Это все позволяет предположить ведущую роль мутаций блокирования (утраты) в повышении продуктивности продуцентов антибиотиков. Ничем другим невозможно объяснить высокую (до 14% и более) частоту возникновения более активных вариантов (Алиханян, 1969), сопоставимую с частотами инактивации клеток.

Следующим типом промышленных микроорганизмов являются продуценты витаминов, оснований и аминокислот. Это в основном прокариотические микроорганизмы, у которых усиливается синтез одного метаболита за счет блокирования превращений его в другие метаболиты или за счет снятия контроля над избыточным синтезом его в клетке (Миндлин, 1964). Во всех этих случаях мы получаем формы с новыми, но более простыми и едва ли более совершенными, с точки зрения потребности организма, свойствами. Для прогнозирования свойств этих мутантов в ходе селекции первостепенное значение имели исследования по биохимической генетике (Миндлин, 1964).

Полученные на кафедре генетики Ленинградского университета формы зеленой водоросли хлореллы (Квитко и др., 1965; Камчатова, 1974), накапливающие в биомассе цистеин до 500% и более от содержания его в клетках дикого типа, также должны быть отнесены к упрощенным мутационным путем формам. Пониженная адаптивная ценность таких мутантов была показана в специальных экспериментах на смесях маркированных штаммов (Квитко, Камчатова, 1971).

При селекции, превращающей культуру микроорганизма из формы, имеющей широкую норму реакции и способной существовать при самых различных вариантах условий, в форму, пригодную для выращивания лишь в строго определенных условиях, вполне достаточны обычные методы индукции мутаций, которые можно охарактеризовать как «стрельбу вслепую». Естественный и искусственный отборы на каждом из этапов позволяют сохранять найденную комбинацию аллелей, контролирующих продуктивность, устраняя все неблагоприятные варианты, а многократная обработка мутагенами позволяет «очистить» генотип от генов, индуцирующих конкурирующие процессы. В случае снижения эффективности одного мутагена можно комбинировать разные воздействия, это увеличивает выход мутаций (Алиханян, 1969).

Естественно, что наряду с благоприятными и нейтральными мутациями при таком «слепом» методе воздействия большими дозами мутагена в штаммах накапливаются и вредные мутации, снижающие конкурентоспособность штамма. Распространенный до сих пор в каче-

стве основного способ «стерильное, накопительное культивирование» позволял мириться с этим недостатком, так как популяционные процессы в культуре с малым числом генераций ограничены и не могут привести к полному вырождению культуры и тем более к существенному падению продуктивности.

В настоящее время ситуация существенно меняется. Все больше появляется доводов в пользу перехода на проточное культивирование, как более регулируемое технологически, увеличивается круг объектов промышленной микробиологии и, самое главное, меняются требования к продукту, получаемому на производстве. Некоторые из моментов теории будущей селекции уже обсуждены (Квитко, 1971). Производство ставит новые требования перед генетикой, удовлетворить эти требования прежними способами индукции мутаций не представляется возможным.

С другой стороны, и теория мутационного анализа сделала за это время огромные успехи. Прежде всего это связано с прогрессом во всем комплексе биологических знаний, на которые опирается мутационный анализ: физиология, формальная генетика и молекулярная биология. Сейчас уже не только известны сотни мутагенных соединений, ясен молекулярный механизм действия некоторых из них, но, самое главное, гораздо яснее стали наши представления о функциональной системе генотипа (Инге-Вечтомов, 1969, 1971). Воздействие мутагенами уже можно осуществлять не «вслепую»; используя слабые дозы, воздействуя на специально созданные штаммы, мы имеем принципиальную возможность отбирать мутанты с изменениями в точно известных (по функциям) генах, в том числе с изменениями генов, контролирующих работу белоксинтезирующего аппарата (Инге-Вечтомов и др., 1971). Если изучение функции и изучение локализации генов будет осуществляться одновременно, то это создаст предпосылки для прицельных «ударов» по определенным локусам на основе уже упоминавшегося феномена увеличения мутабельности генов в моменты репликации.

Перечислим вкратце основные предпосылки увеличения эффективности мутационного метода применительно к задачам прикладной генетики.

1. Совершенствование методов идентификации генотипа по фенотипу и, в первую очередь, создание новых способов селективного выявления мутантов, ибо при высокой разрешающей способности отбора отпадает необходимость в использовании больших доз мутагенов, вызывающих множественные неконтролируемые изменения. Это требует детальных исследований частной генетики, т. е. генетики таксономических групп микроорганизмов.

2. Изучение молекулярного механизма мутагенеза, в том числе аспектов предопределения исхода характером воздействия, роль репаративных процессов в становлении мутаций и ограничения потенциального спектра мутаций, накладываемые геном и генотипом, т. е. изучение изменчивости нормы реакции конкретных избранных генотипов.

3. Уточнение представлений о механизме матричных процессов: репликации, считывания и трансляции. Отсюда могут быть выведены конкретные рекомендации о способах воздействия на геном, о путях его реконструкции. Особого внимания заслуживают сравнительные аспекты специфики матричных процессов у прокариотических и эукариотических микроорганизмов, в ядре и в органеллах у последних.

4. Поиски путей осуществления гибридизации у всех промышленных микроорганизмов. Это необходимо не только потому, что синтез новых сочетаний аллелей легче осуществим и приводит к меньшим побочным эффектам при гибридизации, чем при последовательном

многоэтапном мутагенезе, но еще и потому, что даже при «прицельном ударе» на синхронных культурах будут появляться побочные мутации, при этом они будут возникать в тесно сцепленных и одновременно реплицируемых локусах.

Таким образом, в 40-х годах успехи в генетике промышленных микроорганизмов были основаны на открытии способа индукции мутаций, сделанном за два десятилетия до этого микробиологом Г. А. Надсоном и генетиками-дрозофилистами. Прогресс в 50—60-х годах был предопределен прогрессом в отыскании высокоактивных мутагенов и развитием биохимической генетики, начинающейся с работ Бидла и Татума (Beadle, Tatum, 1941).

Сам по себе мутационный метод по своей сути не изменился и представляет в основном способ упрощения системы генотипа путем индукции утраты функций клетки, ставших излишними, и увеличения разнообразия аллелей для отбора. Это означает, что все успехи селекционеров будут основываться на знаниях биологии тех объектов, улучшение которых будет необходимо для микробиологической промышленности, и на принципиально новых открытиях, которые сделаны или будут сделаны на модельных объектах, являющихся для науки таким же орудием производства, как штамм продуцента для промышленности.

Summary

The main contribution of the mutational method in progress of selection and genetic of microorganism was connected with dissectional power of it. The basic principle of this method to induce and to select. This is the most effective on the first stage, where the formal genetics and biochemical pathways are unknown. The difficulty in selection process which soon arise, because the radical change of microbial industry requirements, was discussed. The most important directions are: genetics of taxonomics groups of microorganisms, comparative genetics, molecular-genetical study of model organisms.

ЛИТЕРАТУРА

- Алиханян С. И. Индуцированный мутагенез в изменчивости количественных признаков (антибиотикообразование). — В кн.: Генетические основы селекции микроорганизмов, М., 1969, с. 109—125.
- Инге-Вечтомов С. Г. Точность реализации генетической информации. — Вестн. АН СССР, 1969, № 8, с. 25—31.
- Инге-Вечтомов С. Г. Структура, функция и взаимодействие генов у дрожжей. Автореф. докт. дис. Л., 1971. 46 с.
- Инге-Вечтомов С. Г., Кожин С. А., Симаров Б. В., Сойдла Т. Р. Неоднозначность действия гена. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1971, вып. 4, с. 13—34.
- Камчатова И. Е. О генетически обусловленных изменениях содержания цистеина в биомассе клеток хлореллы. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1974, вып. 5, с. 77—87.
- Квитко К. В., Камчатова И. Е. Изучение конкурентноспособности селекционного штамма в модельных популяциях хлореллы. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1971, № 3, с. 134—144.
- Квитко К. В. Принципы методов селекции на изменение аминокислотного состава биомассы у дрожжей и водорослей. — «Микробиологическая промышленность», 1971, № 7, с. 15—21.
- Квитко К. В., Захаров И. А., Хропова В. И. Опыт селекции хлореллы на измененный биохимический состав с использованием спонтанных и индуцированных мутантов. — В кн.: Экспериментальный мутагенез животных, растений и микроорганизмов, М., 1965, с. 144.
- Лобашев М. Е. О действии химических агентов на мутационный процесс у *Drosophila melanogaster*. — Труды Ленингр. об-ва естествоиспыт., 1937, т. 66 (3), с. 346—476.
- Лобашев М. Е. Физиологическая (паранекротическая) гипотеза мутационного процесса. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1947, № 8, с. 10—29.
- Лобашев М. Е., Смирнов Ф. А. Действие аммиака на возникновение летальных трансгенаций. — ДАН СССР, 1934, т. 3, № 3, с. 174—176.

- Надсон Г. А. О действии радия на дрожжевые грибки в связи с общей проблемой влияния радия на живое вещество. — Вестн. рентгенологии и радиологии, 1920, № 1/2, с. 45—137.
- Надсон Г. А. Изменения характера наследственности, вызванные экспериментально, и образование новых стойких рас у дрожжей. — В кн.: Избранные труды. М., 1967, II, с. 122—144.
- Надсон Г. А., Филиппов Г. С. О влиянии рентгеновых лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов. — Вестн. рентгенологии и радиологии, 1925, № 3(6), с. 305—310.
- Надсон Г. А., Рохлина Э. Я. Радиорасы дрожжей и их практическое значение. — Вестн. рентгенологии и радиологии, 1932, № 11 (3), с. 239—254.
- Миндлин С. З. Роль индуцированных мутаций в селекции промышленных микроорганизмов. — В кн.: Генетика и селекция микроорганизмов. М., 1964, с. 265—287.
- Миндлин С. З. Гибридизация в селекции промышленных микроорганизмов. — В кн.: Генетические основы селекции микроорганизмов. М., 1969, с. 41—58.
- Морозова Е. С. Роль генотипа в изменчивости различных штаммов *Actinomyces streptomycini*. — В кн.: Экспериментальный мутагенез микроорганизмов и его практическое использование. М., 1966.
- Пронина М. И. Селекция *Actinomyces hydroscopicus* — продуцента гигромицина В. Автореф. канд. дис. Л., 1971. 20 с.
- Раппопорт И. А. Наследственные изменения, происходящие под влиянием диэтилсульфата и диметилсульфата. — Докл. ВАСХНИЛ, 1947, т. 12 (10), с. 12—15.
- Сахаров В. В. Иод как химический фактор, действующий на мутационный процесс у *D. melanogaster*. — Биол. журн., 1932, № 1 (3—4), с. 1—8.
- Штерн Е. А. О применении радиорас азотобактера для приготовления бактериальных удобрений (азотогена). — Вестн. рентгенологии и радиологии, 1938, 21, с. 222.
- Altenbern R. A. Chromosomal mapping of *Staphylococcus aureus*. — J. bacteriol., 1968, No 5, 1642 p.
- Auerbach Ch., Robson J. M. Production of mutations by alkyl isothiocyanate. — Nature, 1944, No 154, p. 80—81.
- Beadle G. W., Tatum E. L. Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora*. — Proc. nat. acad. sci. USA, 1941, vol. 27, p. 499—506.
- Herdman M., Faulkner B. M., Carr N. G. Synchronous growth and genome replication in the blue-green algae *Anacystis nidulans*. — Arch. Microbiol., 1970, vol. 73, No 3, p. 238—242.
- Müller H. J. Artificial transmutation of the gene. — Science, 1927, vol. 66, p. 84—87.
- Stonehill E. H., D. E. Hutchison. Chromosomal mapping by means of mutational induction in synchronous population of *Streptococcus faecalis*. — J. bacteriol., 1966, vol. 92, No 1, p. 136—143.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. Experimentelle Mutationforschung in Vererbungslehre. Dresden—Leipzig, 1937.
- Timofeeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G., Delbruck M. Gene mutation and gene structure. — Nachr. Gesell. Wiss. Göttingen, 1935, Bd. 1, 189 S.
- Timofeeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G. Radiation genetics. — Strahlentherapie, 1933, Bd. 66, 684 S.
- Ryan F. J., Cetrulo S. D. Directed mutation in a synchronized bacterial population. — Biochem. biophys. res. comm., 1963, vol. 12, 445 p.

О ГЕНЕТИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ СОДЕРЖАНИЯ ЦИСТЕИНА В БИОМАССЕ КЛЕТОК ХЛОРЕЛЛЫ

И. Е. Камчатова

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

Первое сообщение о наследственной изменчивости хлореллы датируется 1929 г. (Chodat, 1929). В 1948 г. впервые для индукции мутаций у этой водоросли были применены ультрафиолетовые (Davis, 1948) и X-лучи (Granick, 1948). В 60-х годах для этих целей впервые использованы изотопы S^{35} и P^{32} (Schwartz, Frandsen, 1960) и химические мутагены (Хропова и др., 1964). Многочисленными исследованиями удалось вскрыть многообразие пигментных мутантов водоросли. Мутации аукоотрофности у хлореллы — блоки в синтезе метаболитов клетки